

ФИЗИЧЕСКАЯ АНТРОПОЛОГИЯ

УДК 572

DOI: 10.33876/2311-0546/2022-4/314-325

Научная статья

© *Е. А. Шулимова*

ОСНОВНЫЕ КОНЦЕПЦИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО ВИДА И ИХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ В ПАЛЕОАНТРОПОЛОГИИ

Фрагментарность палеоантропологических находок и неполнота палеоантропологической летописи не позволяют рассмотреть «вид», как функциональную категорию научного изыскания древнейшей истории человечества, основываясь на классическое определение «вида», данное Э. Майером, поскольку исследовать степень репродуктивной изоляции у не живущих видов невозможно. Имеющийся в научном обороте широкий спектр концептуальных подходов определения понятия «вид», позволяет изучить «вид» в рамках палеоантропологии. В статье рассмотрены и проанализированы 22 концепции биологического вида на предмет их функционального потенциала в палеоантропологии. Произведено сопоставление видов рода Ното и семейства австралопитековых. Осуществлен обзор экологических, демографических, миграционных факторов, а также факторов полового отбора и систематических построений. Показаны достижения и перспективы генетических исследований рода Ното в направлении понимания категории «вид», в частности. Выделены три группы концепций: «рабочие», «частично рабочие» и «нерабочие» в палеоантропологии. Для первых двух групп обозначены возможные варианты их применения в исследовании категории «вида» в роду Ното. При выявлении «частично рабочий» концепции вида дано конкретное указание на возможный вариант применения концепции вида в качестве функциональной в палеоантропологии.

Ключевые слова: антропогенез, механизм видообразования, симпатрические виды, аллопатрические виды, таксон, полифилия, монофилия

Ссылка при цитировании: Шулимова Е. А. Основные концепции биологического вида и их функциональный потенциал в палеоантропологии // Вестник антропологии, 2022. № 4. С. 314–325.

¹ Шулимова Елена Анатольевна — старший преподаватель кафедры истории, философии и психологии, Кубанский государственный технологический университет (350072 Краснодар, ул. Московская, д. 2); аспирант Центра физической антропологии, Институт этнологии и антропологии РАН (119334 Москва, Ленинский проспект, 32А). E-mail: shulimova@mail.ru
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7430-3990>

UDC 572

DOI: 10.33876/2311-0546/2022-4/314-325

Original Article

© Elena A. Shulimova

THE MAIN BIOLOGICAL SPECIES CONCEPTS AND THEIR FUNCTIONAL POTENTIAL IN PALEOANTHROPOLOGY

The classical definition of “species” formulated by E. Mayr is based on reproductive isolation of a group, which is impossible to study when the group is extinct. Such studies of hominins are further hampered by the fragmentary nature of paleoanthropological fossils and the incompleteness of the paleoanthropological chronicle. But the wide range of conceptual approaches to define the concept of “species” available in scientific publications allows us to study “species” within paleoanthropology as a scientific field. In the article, twenty-two concepts of a biological species in paleoanthropology are examined for their functional potential. Species of the Homo and Australopithecus genera are compared. An overview of environmental, demographic, migration factors, as well as factors of sexual selection and systematic constructions is given. The article also highlights the achievements and prospects of genetic research of the genus Homo for understanding the category “species”. Three groups of concepts were identified: “operational”, “partly operational” and “non-operational” in paleoanthropology. For the first two groups, the article shows possible ways of their application to the study of the category of “species” within the Homo genus with a specific example for a “partly operational” concept.

Keywords: anthropogenesis, mechanism of speciation, sympatric species, allopatric species, taxon, polyphyly, monophyly

Author Info: Shulimova, Elena A. — Senior Lecturer of the Department of History, Philosophy and Psychology, Kuban State Technological University (Russian Federation, Krasnodar); postgraduate student of the Center of Physical Anthropology, Institute of Ethnology and Anthropology of the Russian Academy of Sciences, (Russian Federation, Moscow). E-mail: shulimova@mail.ru ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7430-3990>

For Citation: Shulimova, E. A. 2022. The Main Biological Species Concepts and Their Functional Potential in Paleoanthropology. *Herald of Anthropology (Vestnik Antropologii)* 4: 314–325.

Хрестоматийным определением понятия «вид» выступает дефиниция, сформулированная Э. Майром: «Виды представляют собой группы скрещивающихся естественных популяций, которые репродуктивно изолированы от других таких групп» (Майр 1971: 40). Данное определение в палеоантропологии наталкивается на препятствие в установлении степени репродуктивной изоляции у вымерших видов, которые практически установить невозможно. Главным образом, это связано с фрагментарностью палеоантропологического материала и неполнотой звеньев эволюционной цепочки видов.

В настоящее время в научном обороте находится 22 концепции биологического вида (Mayden 1997). Целью данной статьи является исследование функционального потенциала каждой из них в палеоантропологии.

Рассмотрим каждую из них, учитывая специфику палеоантропологических исследований.

1. **Агамоспецифическая концепция вида** рассматривает таксоны, являющиеся однополыми и размножающимися бесполом путем. Поэтому она не может быть применима в палеоантропологии.

2. **Биологическая концепция вида**, на наш взгляд, является наиболее крайней концепцией вида. В ней принцип скрещиваемости рассматривается как аксиома. А поскольку вероятность скрещивания у вымерших видов установить не представляется возможным, то, соответственно, эта концепция не может выступать в качестве рабочей в палеоантропологии.

3. **Концепция сплоченности или сцепления видов.** Виды оцениваются и утверждаются на основе сплоченности, а не изоляции. Под сплоченностью вида понимается генетическая и/или демографическая взаимообменяемость.

В палеоантропологии, как уже отмечалось, является важной проблема определения репродуктивного барьера, поэтому с точки зрения генетического обмена, достаточно трудно оценить работоспособность этой концепции. Однако, если принимать во внимание только принцип демографического обмена, то вполне вероятно, что концепция сплоченности видов может быть применена. Среди критериев демографического обмена в палеоантропологии могут быть реализованы: полиморфизм популяции, миграции и расселение. Критерий половозрастной структуры применим частично, только к ископаемому палеоантропологическому материалу из крупных местонахождений, например, Чжоукоутянь, Атапуэрка. Критерий пространственной структуры народонаселения применим к таким видам рода *Homo*, как *Homo erectus* и *Homo neanderthalensis*, так как данные виды имели распространение на территории африканского, европейского и азиатского континентов. Критерий численности, брачности, плодовитости, рождаемости, выживаемости, воспроизводства и семейной структуры оценить не представляется возможным.

Таким образом, реализация концепции сплоченности или сцепления видов может состояться через опору на процесс демографического обмена. Из 12 выделяемых критериев демографического обмена в палеоантропологии повсеместно применимы три (полиморфизма популяций, миграции, расселения) и частично два (половозрастной структуры и пространственной структуры народонаселения).

4. **Кладистическая концепция вида** рассматривает, во-первых, вид в качестве родословной. Данное качество оценки вида является важным в палеоантропологии поскольку историческое прошлое вида выходит на первое место, таким образом срабатывает метод ретроспекции. Во-вторых, механизм видообразования проистекает по средству расщепления на две и более линии. Данный процесс хорошо просматривается в палеоантропологической истории рода *Homo* и его предков. На первом этапе в палеоантропологической летописи присутствует сильно разветвленный род *Australopithecus*. В нем на данный момент выявлено 9 видов. На втором этапе выделяется вид *Homo erectus*, также сильно разветвленный. По мнению большинства палеонтологов, в него входят такие формы-виды как, например, *Homo ergaster*, *Homo georgicus*, *Homo heidelbergensis*. На третьем этапе — вид *Homo neanderthalensis*,

в котором выделяют три формы: атипичные неандертальцы, классические неандертальцы и пережиточные неандертальцы. В-третьих, кладистическая концепция вида указывает на то, что предковые виды после события видообразования обязательно вымирают. Это суждение укладывается в общую концепцию палеоантропологического прошлого человечества. Поэтому кладистическая концепция вида может рассматриваться в качестве рабочей в палеоантропологии.

5. Композитная концепция или концепция составных видов также, как и кладистическая концепция имеет историческую составляющую. Виды — это исторические конгломераты. Они происходят из междуузлий. Данная концепция признает последовательные и «наложенные» виды, эволюционирующие в пределах одного междуузлия составного вида. Механизмом выявления вида являются морфологические фиксации, закрепленные в виде. Предполагается возможность скрещивания при условии межвидовой сплоченности.

В палеоантропологии композитная концепция хорошо прослеживается на примере «промежуточных» видов. Если за первый узел, мы примем род *Australopithecus*, а за второй узел вид *Homo erectus*, то в этом междуузлии будут находиться такие виды как *Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, *Homo ergaster*, *Homo georgicus*, *Homo floresiensis*. Третий узел дискуссионен, поскольку вид *Homo neanderthalensis* окончательно не признан в качестве непосредственного предка современного человека. Однако если его принять за такового, то в этом междуузлии будет присутствовать вид *Homo heidelbergensis*. С большей долей вероятности можно предположить, что «промежуточные» виды обладали межвидовой сплоченностью, т. е. имели потенциал скрещивания. Таким образом, композитная концепция или концепция составных видов может выступать в качестве рабочей концепции вида.

6. Экологическая концепция вида рассматривает виды как линии или тесно связанный набор линий. Линии находятся в одном ареале, причем каждая из них занимает адаптивную зону минимально отличную от адаптивной зоны другой линии. Однако процесс эволюции происходит за пределами ареала, т. е. изолированно от всех линий. В тоже самое время в качестве механизма эволюции выступают: 1) гибридизация; 2) обмен генами при условии сохранения экологической различий между линиями. Ключевым моментом концепции является то, что симпатрические виды, обитающие в различных экологических условиях, признаются отдельными видами. Таким образом, три эволюционные группы неандертальцев согласно экологической концепции вида могут считаться тремя отдельными видами. Соответственно, экологическая концепция вида может выступать в качестве рабочей.

7. Концепция эволюционно значимой единицы в качестве эволюционной единицы рассматривает популяцию или группу популяций. Они в свою очередь существенно репродуктивно изолированы от других таких конспецифических популяционных единиц. Определение конспецифических — «отдельных» популяций внутри вида, происходит по средствам генетики и выявления изоляционных барьеров будто территориально-механические, экологические, поведенческие, физиологически-морфологические и наконец генетические, которые в данном контексте выступают в качестве идентификационных показателей сплоченности групп во времени и пространстве. Поскольку через выявление и исследование изоляционных барьеров возможно проследить историю вида, поэтому концепция эволюционно значимой единицы может быть рабочей концепцией вида в палеоантропологии.

8. **Эволюционная концепция вида** в парадигме палеоантропологических исследований ведущая. Прежде всего потому, что в ней рассматривается вид как единая линия популяций предков-потомков, которая сохраняет свою идентичность с другими подобными линиями, и которая имеет свои собственные эволюционные тенденции и историческую судьбу. В данную концепцию хорошо вписывается традиционное рассмотрение процесса антропогенеза, как цепи последовательно сменявшихся видов рода *Homo* и его предков во времени. Модель «куста» или генеалогического древа рода *Homo* и его предков с тупиковыми ветвями, также вполне с ней согласуется. А репродуктивная изоляция считается произвольным атрибутом плезiomорфного статуса репродуктивной совместимости, таким образом делая репродуктивный успех в значительной степени неинформативным. Соответственно, эволюционная концепция вида является безусловно рабочей концепцией.

9. **Концепция генеалогического соответствия** определяет популяционные единицы по наличию независимых генетических признаков, которые признаются в качестве филогенетических таксонов. Их легко можно обнаружить и без применения данных молекулярного уровня, а опираясь на данные морфологии, поведения и фенотипических признаков, традиционно применяемых в систематике. Однако, для признания вида важно наличие как минимум двух апоморфий. Таким образом, данная концепция может являться рабочей.

10. **Генетическая концепция вида** главным критерием вида рассматривает наличие общего генофонда, механизмом выявления которого выступают генетические расстояния и сходства. Главной проблемой концепции при исследованиях является отсутствие достаточного материала о генетической информации ископаемых видов рода *Homo* и его предков. К ранним ископаемым формам эта концепция не может быть применима, поскольку ДНК сохраняется лишь в пределах 100 тыс. лет (*Pruvost, Schwarz, Bessa Correia 2007: 739*). Поэтому генетическая концепция вида применима только при исследовании видов, живших либо появившихся в пределах этого времени. К таковым относятся виды *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens*, *Homo altaiensis*, *Homo floresiensis*. В настоящее время собрана информация о генетической структуре первых трех видов гоминид из четырех перечисленных выше. Таким образом, данная концепция не позволяет получить комплексного представления о генетической структуре всех представителей рода *Homo* и его предков, входящих в цепочку антропогенеза. Поэтому генетическая концепция вида может рассматриваться частично в качестве рабочей, при изучении поздних этапов антропогенеза.

11. **Концепция определения генотипического кластера.** Несмотря на то, что в названии концепции присутствует понятие «генотипический», для идентификации видов применяются не только данные генетики, но и данные морфологии, которые в палеоантропологии являются одними из основных. К видам согласно этой концепции, относятся кластеры монотипичных или политипичных биологических объектов, идентифицированных с помощью морфологии или генетики. Ключевым моментом в определении вида, согласно этой концепции, является утверждение, что при контакте образуются группы особей, которые имеют мало или вообще не имеют промежуточных звеньев при контакте. Принимая во внимание, что в современной систематике родословное древо рода *Homo* и его предков рассматривается, как структура с ветвями в виде кластеров или пучков (например, кластер австралопитековые, кластер *Homo erectus* и т. д.), то концепция определения генотипического

кластера может рассматриваться в качестве рабочей. В исследовании ранних этапов антропогенеза применим лишь морфологический компонент анализа, а при исследовании поздних этапов антропогенеза будет логично проводить как морфологический, так и генетический анализ в комплексе.

Концепция определения генотипического кластера вида может рассматриваться в качестве рабочей.

12. Концепция вида Хеннигана. В этой концепции так же, как и в биологической концепции виды определяются по принципу репродуктивной изоляции. Однако их механизм возникновения отличается. Согласно концепции Хеннигана виды возникают в результате растворения стеблевых предковых видов в случае видообразования. Виды перестают существовать не только в результате вымирания, но и в итоге видообразования. Изоляция рассматривается в качестве определения границ видов во времени при происхождении двух родственных видов. Признается важность сравнения между сестринскими таксонами. Применение данной концепции является важным к аллохронным видам, происшедшим в результате расселения (миграции) и к аллопатрическим видам, происходящим в результате пространственной репродуктивной изоляции. У этих популяций со временем появляются генотипические и фенотипические расхождения, т. к. на них по-разному действуют факторы селективного давления, отбора, дрейфа генов и, поэтому у них присутствует различный набор мутаций. В качестве примера можно привести вид *Homo floresiensis*, на формирование которого действовала островная изоляция, род *Australopithecus*, представленный целым рядом окраинных популяций: Торос-Миналла (*Sahelanthropus tchadensis*), Таунг (*Australopithecus africanus*), Хадар (*Australopithecus afarensis*) (Рис. 1), вид *Homo neanderthalensis* существенно изменявшийся как во времени, так и пространстве. Таким образом, концепция вида Хеннигана может являться рабочей концепцией вида в палеоантропологии.



Рис. 1. Географическое распределение местонахождений австралопитековых на африканском континенте

13. **Концепция междуузлий** идентифицирует вид исключительно на основе генеалогических отношений. Происхождение видов осуществляется из-за постоянного разрыва в генеалогических связях при исключении происхождения таксонов через гибридизацию, поскольку такое событие положило бы конец независимости линий. Временем существования вида является период между событием расщепления или событием вымирания. Причем воссоединение линий не происходит при скрещивании. По нашему мнению, данная концепция вполне реалистична, если термином «гибридизация» обозначать процесс, происходящий между разными видами, а под термином «скрещивание» процесс, происходящий внутри вида. Причем при любом виде скрещивания, будь то моногибридное, или дигибридное, или анализирующее, или возвратное, или же рецiproкное. Соответственно происходит появление нового узла, т. е. вида. Таким образом, узлом является событие — появление вида в процессе антропогенеза в вертикальной плоскости, который существует до появления следующего узла, т. е. нового вида и так далее. Концепция междуузлий может выступать в качестве рабочей.

14. **Морфологическая концепция вида.** Выделение вида согласно этой концепции, происходит исключительно по морфологическим признакам. Это является важным аргументом, поскольку для палеоантропологии данные морфологии являются основными. Однако возможно натолкнуться на проблему морфологической схожести разных видов, поскольку возможно сохранение плезиоморфных черт. Избежать данную ситуацию позволяет тот факт, что выявление определенных важных морфологических признаков осуществляется как на уровне макроморфологии, так и на уровне генных структур, что позволяет в большей степени избежать ошибки в определении «уникальных комбинаций состояний признаков». Изначально весь палеоантропологический материал оценивался с точки зрения морфологии. Так, например, произошло выделение вида *Homo neanderthalensis*, а также питекантропа и синантропа. Только с 1991 г. к этому процессу были подключены генетико-молекулярные исследования (Gibbs 1993: 1). И как уже неоднократно отмечалось, что морфологический критерий остается основным для большинства палеоантропологического материала из-за его глубокой древности и соответственно невозможности сохранения ДНК. Таким образом, морфологическая концепция вида является рабочей в палеоантропологии.

15. **Концепция безразмерных видов.** Временного ограничения существования вида нет. Главный критерий вида — общее сходство особей. Любые изменения внутри вида приводят к выделению нового вида. Вид не рассматривается как родословная. То есть, какие-либо изменения вида во времени связанные, например, с переменной климата в результате его изменения или миграции в новые климатические зоны и приобретенные в результате этих процессов адаптационные признаки не соответствуют изменению вида во времени, а приводят к выделению нового вида. До определенного времени концепция безразмерных видов широко применялась в палеоантропологии. В частности, формы, входящие в вид *Homo erectus*, рассматривались как отдельные виды, например, питекантроп яванский, синантроп и т. д. Все они были отнесены к разным видам по морфологическим особенностям.

Таблица 1

Сосуществование видов внутри семейства австралопитековых

<i>Australopithecus anamensis</i>		
<i>Australopithecus afarensis</i>	4,2	I
<i>Australopithecus bahrelghazali</i>	↓ 2,4	
<i>Australopithecus garhi</i>		
<i>Australopithecus africanus</i>	3,5 ↓ 2,4	<i>Australopithecus africanus</i>
II	2,5 ↓ 1	<i>Australopithecus robustus</i> <i>Australopithecus sediba</i> <i>Australopithecus aethiopicus</i> <i>Australopithecus boisei</i>

16. **Фенетическая концепция вида.** Согласно этой концепции, основным критерием признания вида является общее сходство. Видовой уровень — это уровень, на котором можно наблюдать различные фенетические кластеры, которые не существуют как родословные. Субъект признается как отдельный таксон, когда вариаций набора признаков в группе меньше, чем между группами. По нашему мнению, данная концепция вполне может быть применима в палеоантропологии к сосуществовавшим видам. Она хорошо реализуется при рассмотрении рода *Australopithecus*. Род австралопитековых можно разделить на две группы (по времени обитания) (табл. 1), причём промежуточное положение занимает вид *Australopithecus africanus*, обитавший 3,5–2,4 млн. лет назад. Нижняя граница его существования совпадает с первой группой, а верхняя со второй. Также прослеживается пять апогеев сосуществования видов австралопитековых: 1) 4 млн. лет назад одновременно обитало два вида (*Australopithecus anamensis*, *Australopithecus afarensis*); 2) 3,5 млн. лет назад — 5 видов (*Australopithecus anamensis*, *Australopithecus afarensis*, *Australopithecus africanus*, *Australopithecus bahrelghazali*, *Australopithecus garhi*); 3) 3 млн. лет назад — 4 вида (*Australopithecus anamensis*, *Australopithecus afarensis*, *Australopithecus africanus*, *Australopithecus bahrelghazali*); 4) 2,5 млн. лет назад — 3 вида (*Australopithecus afarensis*, *Australopithecus aethiopicus*, *Australopithecus boisei*); 5) 2 млн. лет назад — 3 вида (*Australopithecus sediba*, *Australopithecus boisei*, *Australopithecus robustus*). Таким образом, наибольшее количество видов рода *Australopithecus* обитало 3,5 млн. лет назад (Шулимова 2016: 5–6). Ещё раз подчеркнём, что проблема сосуществования видов гоминид является важным аспектом антропогенеза. Она характерна не только для наиболее раннего этапа протекания процесса антропогенеза, но и для последующих его этапов. На протяжении всей эволюции рода *Homo* этот процесс был постоянным. И только примерно 30 тыс. лет назад современный вид человека становится единственным видом гоминид на планете.

17. **Филогенетическая концепция вида.** Данная концепция имеет три версии: диагностическая, монофильная, диагностическо-монофильная. В целом, согласно филогенетической концепции вида, виды — это биологические объекты и единичный продукт естественного отбора и происхождения. Иными словами, возникнове-

ние вида происходит единожды, тем самым исключается полифилия в происхождении вида. С помощью данной концепции возможно установить эволюцию рода *Homo* и его предков, принимая во внимание монофилическую основу концепции происхождения.

Версия 1. Диагностическая версия филогенетической концепция вида основана на определении уникальной комбинации свойств индивидуумов, а именно на распределении фиксированных диагностических признаков между популяциями, которые и позволяют определить вид. В этой версии априорная диагностируемость видов независима от критерия монофильности. Иными словами, виды могут иметь помимо монофилетической природы также парафилетическую и полифилетическую.

Данная версия концепции филогенетических видов может быть реализована в палеоантропологии, позволяя при построении филогенетического древа рода *Homo* учитывать, не только монофилетические группы, включающая в себя всех потомков последнего общего предка и его самого, но, и те виды которые имеют разные эволюционные линии (полифилитические), например, австралопитеков массивных и грацильных, явантропа и синантропа, неандертальцев и т. д.; или наоборот исключить предковые линии потомки которых претерпели существенные эволюционные изменения и напрямую не относятся к современному виду *Homo sapiens*, т. е. имеющие парафилетическое происхождение, например, массивные австралопитеки, *Homo floresiensis*.

Версия 2. Главным критерием вида в монофильной версии филогенетической концепции вида является его монофильность. Согласно этой концепции, к виду можно отнести географически ограниченную группу особей с каким-то уникальным апоморфным характером. Монофильная версия хорошо вписывается в современную широко разветвленную парадигму систематики рода *Homo*. Она позволяет учесть все эволюционные линии в его истории.

Версия 3. Диагностическо-монофильная версия филогенетической концепция вида — это комбинированная версия, признавая виды монофильными в то же самое время концептуализирует их как диагностируемые. Монофилетическая группа как известно представляет собой родительскую модель происхождения и развития, а данные понятия включают понятие родословной или родословных, что соответственно делает их подходящими для реконструкции истории происхождения и интерпретации эволюционных атрибутов, что является важным при реконструкции древнейшей истории рода *Homo*.

18. Концепция политетических видов. В ее основе лежат данные статистики. Вид определяется по присутствию у индивидов достаточного количества важных для вида признаков. Таким образом, вид не рассматривается как родословная, а разграничение происходит по наличию у особей уникальных комбинаций признаков. Концепция политетических видов может быть реализована в палеоантропологии. Ее прикладное значение определяется статистической ковариацией признаков, что наиболее значимо для палеоантропологии. Несмотря на то, что зачастую палеоантропологический материал крайне фрагментарен, определение и анализ характеристик и особенностей палеоантропологических остатков позволяет провести статистический анализ и определить ковариацию признаков. В частности, таким образом были определены виды рода *Australopithecus*, а также такие виды как *Homo ergaster*

и *Homo rudolfensis*. Однако есть и другая точка зрения, что *Homo ergaster* и *Homo rudolfensis* не являются отдельными видами, а они формы полиморфного вида *Homo erectus* (Hublin 2014: R83).

19. Концепция распознавания вида. В основу этой концепции легла модель специфической системы распознавания спаривания. Механизм ее действия сводится к серии коадаптированных сигналов с высвобождающими свойствами, которыми обмениваются партнеры через комплементарные системы. Данная система функционирует в широком спектре возможных методов приема сигнала от сложного поведения, включая химические вещества и феромоны, до клеточного распознавания гаметами. Это коадаптивный комплекс, который поддерживается постоянным стабилизирующим отбором, до того момента пока вид обитает в своей естественной среде, как только среда обитания меняется, то соответственно появляется новый вид. Известно, что со временем среда обитания вида может меняться в связи с изменением климата, из-за природных катаклизмов (землетрясений, оползней, наводнений, смерчей и прочего), а также среда обитания может меняться и в пространстве — в итоге миграций. В этот момент коадаптивный комплекс сигналов, которым обменивались партнеры может изменяться в итоге направленного отбора и в итоге появившаяся новая система распознавания спаривания, таким образом, определяет новый генофонд и, следовательно, новый вид.

Концепция распознавания видов вполне может быть функциональной в палеоантропологии. Ее возможно реализовать применительно к происхождению и развитию вида *Homo erectus*, который впервые вышел за пределы африканского континента, сменив географическую среду «колыбели», а его формы имеют большую вариабильность во времени.

20. Концепция репродуктивной конкуренции. Согласно данной концепции под видами понимаются субъекты, в которых происходит внутривидовая конкуренция. Причем конкуренция носит исключительно репродуктивный характер. Она происходит в отношении генетических ресурсов независимо от расстояния между ними или наличия временных и пространственных разрывов между их составляющими популяциями.

Таким образом, под «репродуктивной конкуренцией» подразумевается конкуренция в отношении генетических ресурсов как таковых. Ярким примером реализации данной концепции служат доказательства перемещения самок австралопитеков из одной популяции в другую. По анализу стабильных изотопов кислорода и стронция в палеоантропологических остатках, а именно содержание этих элементов в зубах гоминид из Сварткранса и Стеркфонтейна были исследованы изменения в их рационе питания в течении жизни. Ткани зуба не изменяются, поэтому их изотопные значения отражают диету с момента их появления. Важно, что анализ изотопов кислорода и стронция позволяет получить не только информацию о составе древних диет, но и о месте произрастания растений и месте обитания животных, употребляемых в пищу (Burton, Price 2000). Установлено, что в группе *Paranthropus robustus* (Сварткранс) пришлое население составляет 36%, а в группе *Australopithecus africanus* (Стеркфонтейн) — 25% (Copeland et al. 2011). Привлечение самок из других популяций может свидетельствовать о том, что самцы обитали на лучшей для жизни территории с наличием хороших укрытий (пещер), источников воды и/или богатой пищевыми ресурсами, что позволяло им побеждать в репродуктивной конкуренции в отличие от самцов из родительской популяции самок.

21. **Концепция сукцессии или концепция преемственности** была непосредственно разработана для оценки расхождения во времени ископаемых таксонов. Согласно концепции сукцессии, на протяжении всего исторического процесса имеется потенциально неограниченное количество хроновидов. Под которыми понимается временная форма родословной одного вида. Когда-то была только одна самоинтегрирующаяся линия в эволюционном плане развивавшаяся как один вид. Анагенетические изменения в пределах линии, т. е. появление нового типа, возможно установить только по сохранившимся палеоантропологическим остаткам, изучив которые можно во отчую увидеть изменение морфологических структур.

Таким образом, сукцессия вида *Homo sapiens* может рассматриваться как единая линия антропогенеза от древнейшего предка рода *Homo*. Анагенетические изменения в пределах этой линии в привычном понимании определяются как ископаемые виды рода *Homo* и его предков. Безусловно данная концепция является рабочей в палеоантропологии.

22. **Таксономическая концепция вида** опирается на морфологические признаки при разграничении видов. Критерием выделения вида выступают сходства предков-потомков в течении нескольких поколений. То есть устойчивость этих признаков во времени является ключевой. Таксономическая концепция вида безусловно приемлема для палеоантропологии. Опираясь на нее можно проанализировать палеоантропологическую летопись от предков рода *Homo* до вида *Homo sapiens*.

Выводы

Произведенный анализ 22 концепции биологических видов на предмет их функционального потенциала в палеоантропологии, позволяет прийти к следующим выводам.

1. Две концепции агамоспецифическая и биологическая не могут выступать в качестве рабочей в палеоантропологии.

2. Частично, не в полной мере, с определенными оговорками могут быть применимы концепции сплоченности или сцепления видов, генетическая концепция и фенетическая.

3. Семнадцать концепций биологических видов, на наш взгляд являются функциональными в палеоантропологии, а приведенные выше примеры их реализации позволяют утверждать о перспективности их применения в исследовании древнейшей истории рода *Homo* и его предков.

Таким образом, определить какая из концепций биологического вида является универсальной не представляется возможным. Однако, обширное понимание «вида» позволяет использовать широкий методологический инструментарий в попытках решения проблемы вида в палеоантропологии.

Научная литература

Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Издательство «МИР», 1971. 455 с.

Шулимова Е. А. Многолинейность ранних этапов антропогенеза (на примере рода *Australopithecus*) // Кубанские исторические чтения. Материалы VII Международной научно-практической конференции. Краснодар: Издательство ЦНТИ, 2016. С. 4–9.

Burton J. H., Price T. D. The use and abuse of trace elements for paleodietary research // Biogeochemical approaches to paleodietary analysis / ed. S. H. Ambrose, M. A. Katzenberg. New York: Plenum, 2000. P. 159–172.

- Copeland S. R., Sponheimer M., de Ruiter D. J., Lee-Thorp J. A., Codron D., le Roux P. J., Grimes V., Richards M. P. Strontium isotope evidence for landscape use by early hominins // *Nature*. 2011. Vol. 474. P. 76–78. <https://doi.org/10.1038/nature10149>
- Gibbs L. M. Ancient DNA: a review of its past, present and future potential in archaeology // *NEXUS: The Canadian Student Journal of Anthropology*. 1993. Vol. 11. P. 1–14. <https://journals.mcmaster.ca/nexus/article/download/137/104>
- Hublin J.-J. Paleoanthropology: Homo erectus and the Limits of a Paleontological Species // *Current Biology*. 2014. Vol 24. № 2. P. R82–84. [https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822\(13\)01525-X.pdf](https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822(13)01525-X.pdf)
- Mayden R. L. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem // *Species. The units of biodiversity* / ed. by M. F. Claridge, H. A. Dawah, M. R. Wilson. New York: Chapman & Hall, 1997. P. 381–424. https://zmmu.msu.ru/files/Библиотека%20Павлинова/species_units_biodiversity-1997.pdf
- Pruvost M., Schwarz R., Bessa Correia V., Champlot S., Braguier S., Morel N., Fernandez-Jalvo Y., Grange T., Geigl E.-M. Freshly excavated fossil bones are best for amplification of ancient DNA // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*. 2007. Vol. 104. № 3. P. 739–744. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0610257104

References

- Burton, J. H. and T. D. Price. 2000. The use and abuse of trace elements for paleodietary research. In *Biogeochemical approaches to paleodietary analysis*, ed. by S. H. Ambrose, M. A. Katzenberg. New York: Plenum: 159–172.
- Copeland, S. R., M. Sponheimer, D. J. de Ruiter, J. A. Lee-Thorp, D. Codron, P. J. le Roux, V. Grimes and M. P. Richards. 2011. Strontium isotope evidence for landscape use by early hominins. *Nature* 474: 76–78. <https://doi.org/10.1038/nature10149>
- Gibbs, L.M. 1993. Ancient DNA: a review of its past, present and future potential in archaeology. *NEXUS: The Canadian Student Journal of Anthropology* 11: 1–14. <https://journals.mcmaster.ca/nexus/article/download/137/104>
- Hublin, J.-J. 2014. Paleoanthropology: Homo erectus and the Limits of a Paleontological Species. *Current Biology* 24 (2): R82–84. [https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822\(13\)01525-X.pdf](https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822(13)01525-X.pdf)
- Mayr, E. 1971. *Printsipy zoologicheskoi sistematiki*. [Principles of zoological systematics] Moscow: Izdatel'stvo "MIR". 455 p.
- Mayden, R. L. 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In *Species. The units of biodiversity*, ed. by M. F. Claridge, H. A. Dawah, M. R. Wilson. New York: Chapman & Hall. 381–424. https://zmmu.msu.ru/files/Библиотека%20Павлинова/species_units_biodiversity-1997.pdf
- Pruvost, M., R. Schwarz, V. Bessa Correia, S. Champlot, S. Braguier, N. Morel, Y. Fernandez-Jalvo, T. Grange and E.-M Geigl. 2007. Freshly excavated fossil bones are best for amplification of ancient DNA. *PNAS* 104 (3): 739–744. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0610257104
- Shulimova, E. A. 2016. Mnogolineinost' rannikh etapov antropogeneza (na primere roda Australopithecus) [A lot of the linearity of the early stages of anthropogenesis (on the example of the genus Australopithecus)]. In *Kubanskije istoricheskie chteniia. materialy VII Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii* [Kuban historical readings. materials of the VII International Scientific and Practical Conference]. Krasnodar: Izdatel'stvo Krasnodarskogo tsentra nauchno-tehnicheskoi informatsii. 4–9.